щая ткань отсутствует; копуляционная зона имеется, расположена на пояске; слепые мешки желудка отсутствуют). У группы родов *Platybdella, Cryobdella, Heptacyclus, Malmiana, Oceanobdella, Sanguinotus, Arctobdella* придаточных желез на атриуме нет, копуляционная сумка короткая, проводящая ткань отсутствует или слабо развита, копуляционная зона не выделена; слепые мешки отсутствуют только у одного вида из рода *Cryobdella.* У группы родов *Austrobdella, Pterobdella, Phyllobdella, Makarabdella* придаточные железы на атриуме имеются, копуляционная сумка длинная, проводящая ткань отсутствует или слабо развита, копуляционная зона не выделена; слепые мешки отсутствуют только у представителей монотипических родов *Pterobdella* и *Phyllobdella.* У видов рода *Pterobdella* — придаточные железы на атриуме имеются, копуляционная сумка длинная, проводящая ткань хорошо развита, копуляционная зона не выделена; слепые мешки имеются. У группы родов *Notostomum, Ostreobdella, Glyptonotobdella* придаточных желез на атриуме нет, копуляционная сумка длинная, проводящая ткань отсутствует или слабо развита, копуляционная зона не выделена; слепые мешки имеются. У группы родов *Myzobdella, Piscicolaria, Illinobdella* придаточные железы на атриуме имеются, копуляционная сумка короткая, проводящая ткань отсутствует или слабо развита, копуляционная зона не выделена; слепые мешки имеются. У группы родов *Crangonobdella, Trulliobdella, Cryobdellina, Antarctobdella, Beringbdella* придаточных желез на атриуме нет, копуляционная сумка короткая, проводящая ткань развита, копуляционная зона находится на пояске. У видов монотипических родов *Mysidobdella, Marsipobdella* придаточных желез на атриуме нет, копуляционная сумка длинная, проводящая ткань развита, копуляционная зона находится на пояске; слепые мешки имеются. У группы родов *Hemibdella, Aestabdella, Bathybdella* придаточные железы на атриуме есть, копуляционная сумка длинная, проводящая ткань развита, копуляционная зона на пояске; слепые мешки имеются.

Приведенное сравнение нового рода с указанными группами родов свидетельствуют о том, что он по разным признакам существенно отличается от них и может рассматриваться в качестве представителя самостоятельной группы.

Автор выражает признательность сотрудникам Зоологического института РАН Н. П. Финогеновой и В. В. Потину за разрешение изучения голотипа и В. М. Эпштейну за предоставление для опубликования фотографии *T. alba.*

Эпштейн В. М. Неравномерность темпов эволюции систем органов и принципы систематики рыбьих пиявок (Hirudinea; Piscicolidae) // Вопр. морск. паразитол. Материалы I Всесоюз. симпоз. по паразитам и болезням морск. животных.— Киев: Наук. думка, 1970а.— С. 140—142.

Эпштейн В. М. Рыбьи пиявки (Hirudinea; Piscicolidae) антарктических морей из коллекции Зоологического института АН СССР // Там же.— 1970б.— С. 146—149.

Brinkmann A. Some new and remarkable leeches from the Antarctic seas // Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions 1927—1928 et sqq., instituted and financed by Consul Lars Christensen.— 1948.— N 29.— P. 3—12.

Харьковский университет
(310077 Харьков)

Получено 25.03.93

УДК 595.373.31:591.51

Б. З. Кауфман

ГАЛО- И pH-ПРЕФЕРЕНТНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ВОДЯНОГО ОСЛИКА ASELLUS AQUATICUS И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ ВИДА

Гало- та pH-преферентна поведінка водяного ослика Asellus aquaticus та деякі аспекти еволюції виду. Кауфман Б. З.— В лабораторних експериментах встанов-

лено, що оптимальною для *Asellus aquaticus* є загальна солоність <0,5‰. При цьому вид має виразні ознаки евригалинності. В pH-градієнті тварини концентруються в зоні pH=6,0—6,2 при відсутності освітлення та в pH=9,0—9,2 при постійному освітленні. Обговорюються причини та еволюційне значення таких реакцій.

Ключові слова: *Asellus aquaticus,* гало- та pH-преферендум, еволюція.

Halo- and pH-preference Behaviour of Water Louse, Asellus aquaticus, and certain Aspects of the Species Evolution. Kaufmann B. Z.— It is established under laboratory experiments that optimal for *Asellus aquaticus* is general salinity <0,5 ‰. The species bears exact euryhalinity characters. Within pH-gradient the animals concentrate in pH=6,0—6,2 zone under absent illumination, and pH=9,0—9,2 under continuous illumination. Causes and evolutionary meaning of these responses are discussed.

Key words: *Asellus aquaticus,* halo- and pH-preference, evolution.

Некоторые аспекты преферентного поведения Asellidae, в частности гало- и pH-преферендумы, в отличие от фото- и термо-, исследовавшихся неоднократно и достаточно детально (Кауфман, 1980, 1983; Kinzelbach, 1978 и др.), остаются практически неизученными. При этом, если по галопреферендуму имеются некоторые экспериментальные данные (Lagerspetz, Mattila, 1961), то pH-преферендум, по-видимому, не изучался вообще. Вместе с тем, эти данные могут существенно облегчить понимание эволюционных тенденций группы, которые, несмотря на имеющиеся построения (Бирштейн, 1951; Wägele, 1990), до конца неясны, а подмена понятия «преферендум» «толерантностью», в данном случае (равно как и во всех остальных !) не только некорректна, но и малопродуктивна. Результаты исследований преферентных и толерантных реакций крайне необходимы в настоящее время в связи с солевым и кислотным загрязнением среды. Наконец, знание фоновых особенностей поведения важны при изучении паразито-хозяинных отношений. Модификация фотопреферендума под влиянием инвазии скребнями и ее биологическое значение установлены (Мур, 1984 и др.), однако остальные реакции в этом отношении не изучались.

Задачей предлагаемой вниманию работы, представляющей, по сути, продолжение предыдущих исследований (Кауфман, 1980, 1983), послужило изучение фоновых реакций гало- и pH-преферендумов водяных осликов *Asellus aquaticus.*

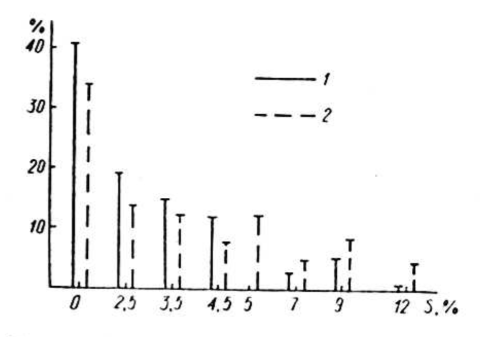
Материал и методика. Осликов отлавливали в слабоминерализованных водоемах в окр. г. Петрозаводска в июне. Материал для экспериментов отбирали по размерным показателям, разделение по полу не проводили. Опыты проводили по методике, описанной ранее (Тогобецкая, 1982; Кауфман, 1987). Градиентные приборы представляли собой набор последовательно соединенных переходных лунок, заполненных водой с различной соленостью (от 0 до 15 ‰) или pH (от 3,5 до 10). Для изучения галопреферендума использовали растворы как искусственной морской воды (Шубравый, 1983), так и стандартной аптечной морской соли. При этом достоверных различий в поведении установлено не было. Под нулевой, контрольной, соленостью принимали соленость <0,5 ‰, т. е. соответствующую условиям местообитания. Контрольная pH=6,9—7, что также соответствовало условиям среды. Температуру поддерживали постоянную — 16—17 °С, освещенность, в зависимости от задачи, была либо круглосуточной (первая серия экспериментов), что судя по предварительным данным, выявившим строгую фотонегативную реакцию (Кауфман, 1980), противоречит биологическим особенностям вида, либо отсутствовала вообще (вторая серия). Смысл подобной постановки эксперимента обусловлен тем, что при наличии возможности альтернативы животное, видимо, будет стремиться снизить уровень стрессового воздействия одного из факторов (в данном случае — освещенности) путем предпочтения условий, близких к условиям происхождения или становления вида (подобно термопреферентному поведению, рассмотренному ранее — Кауфман, 1985). Распределение животных в градиенте фиксировали в течение суток с 4-часовыми интервалами, однако каких-либо суточных изменений поведения выявить не удалось.

Результаты и обсуждение. В галоградиентных условиях, независимо от наличия или отсутствия освещенности, максимальное количество осликов концентрировалось в зонах с нулевой соленостью. Увеличение последней соответственно сопровождалось уменьшением числа положительно отреагировавших особей (рис. 1). В целом полученные

нами данные соответствуют результатам исследований, проведенных ранее (Lagerspetz, Mattila, 1961), которыми также установлен выбор *A. aquaticus* в градиенте минимальных соленостей, независимо от того, где добывался материал — в пресных или солоноватых водоемах. Зарегистрированное в наших экспериментах распределение осликов объясняет и распределение их в природе: несмотря на преимущественный выбор минимальных соленостей, вид *A. aquaticus*, судя по всему, физиологически полиморфен, что отражается в галопреферентном поведении и способствует заселению им солоноватых водоемов. В частности, в естественных условиях его отмечали при 3—5 ‰ (Бирштейн, 1951), что вполне сопоставимо с особенностями галопреферендума, но значительно ниже максимума толерантного диапазона: в условиях эксперимента ослики достаточно длительное время выживали при 15 ‰ (Хлебович, 1974), а по данным некоторых авторов (Бирштейн, 1951) — и при нормальной морской солености.

Более сложным оказалось поведение животных в pH-градиенте. Независимо от наличия или отсутствия освещенности, ослики проявляли минимальную интенсивность реакции на повышенную кислотность, максимальная же полностью зависела от условий эксперимента. В темноте большинство животных концентрировалось в зоне с pH = 6—6,2, что соответствовало кислотности естественного местообитания. Количество особей равномерно убывало, как в сторону уменьшения, так и увеличения pH. При постоянном освещении реакция *A. aquaticus* оказалась иной: максимум особей избирали щелочную среду с pH = 9—9,2. Остальные особи относительно равномерно распределялись во всем заданном диапазоне (рис. 2). Столь явное избегание кислой среды, несмотря на то, что в природе они встречаются в слабокислых водоемах, а в эксперименте какое-то время выживали при pH = 5,5 (Гордеев, 1965), вполне объяснимо — она неблагоприятно сказывается у большинства видов как на физиологических процессах, так и, что крайне важно, обуславливает химическое разрушение покровных образований. Выбор в темноте (т. е. в адекватных для вида условиях) значений pH, близких к их местообитаниям, также достаточно очевиден. Объяснение предпочтения рачками на свету щелочной среды в настоящее время затруднительно и, несмотря на хорошую изученность данного объекта, может носить характер лишь предварительных гипотез. Однако, независимо от этого, необходимо обратить внимание на следующий, весьма интересный факт. В результате предыдущих исследований было установлено, что нижний предел нормального существования *A. aquaticus* — pH = 6,0, верхний — pH = 8,0. В частности, только в этих условиях наблюдается нормальная регенерация ампутированных конечностей (Needham, 1947). Т. е., по сути, в наших экспериментах водяные ослики на свету избирали значения pH, близкие к верхнему, а в темноте — к нижнему пределу нормального экологического диапазона вида.

Ранее нами (Кауфман, 1985) было высказано и обосновано предположение, что различия между предпочитаемыми в эксперименте условиями (в частности, значения термопреферендума) и условиями местообитания обусловлены стимулируемым стрессом функционированием дремлющих генов. При этом избираемые в градиенте температуры в определенной степени отражают термические условия, имевшие место при формировании вида. Более поздними исследованиями аналогичный феномен был показан и для реакции галопреферендума, а также отмечена ее динамика при эволюционном изменении среды обитания: при переходе из моря в пресные водоемы (у жаброногих рачков — Кауфман, 1987) и при переходе из моря, через освоение суши, в пресные водоемы (у брюхоногих моллюсков — Кауфман, 1988). Рассуждая по аналогии, можно предположить, что предпочтение осликами щелочной среды в условиях постоянного, стрессирующего, освещения также связано с выбором значений pH, близких к изначальной морской среде, выходцами из которой их можно считать с достаточной степенью очевидности (Бирштейн, 1951; Wägele, 1990). Однако в связи с этим становится неясной причина их отрицательной, независимо от освещенности, галопреферентной реакции, в отличие от многих пресноводных форм, имеющих непосредственных морских предков. Нам представляется возможным высказать два предположения, в той или иной степени объясняющие это, основанием для которых служат и предыдущие исследования представителей других групп, в частности моллюсков (Кауфман, 1988). Прежде всего отрицательная галопреферентная реакция у последних появляется в результате двойного изменения среды обитания — выхода из моря на сушу, а затем возврата, но уже в пресную воду, как например у Pulmonata. Принципиально такой путь возможен и для предков Asellidae, при этом сходство с поведением наземных изо-



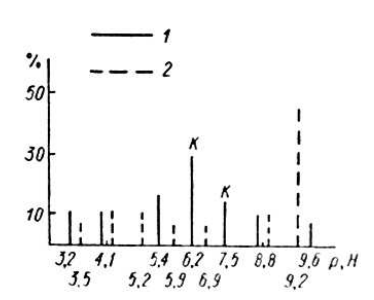


Рис. 1. Распределение водяных осликов в галоградиенте: *1* — в темноте; *2* — при постоянном освещении.

Fig. 1. *Asellus aquaticus* distribution in salinity gradient: *1* — in darkness; *2* — under continuous illumination.

Рис. 2. Распределение водяных осликов в pH-градиенте: *1* — в темноте; *2* — при постоянном освещении; *K* — контрольное значение pH, равное pH естественного местообитания (зона стартового помещения животных в градиент).

Fig. 2. *Asellus aquaticus* distribution in pH-gradient: *1* — in darkness; *2* — under continuous illumination; *K* — reference pH value equal to pH of the natural habitat (start zone of the experiment gradient).

под, преимущественно избегающих кислую среду, объясняет сохранение у осликов предпочтения щелочного диапазона pH. Вместе с тем в настоящее время мы не располагаем сколько-нибудь достоверными фактами, свидетельствующими как в пользу данного предположения, так и против него. В то же время, в эволюции некоторых пресноводных моллюсков, также утративших позитивный галопреферендум, промежуточный этап, т. е. выход на сушу, отсутствовал (к примеру, Viviparidae), однако они относятся к наиболее древним из известных пресноводных гастропод. Водяные ослики, в свою очередь, представляют собой одну из наиболее древних групп пресноводных изопод, становление которых как пресноводной формы относится к мезозою (Бирштейн, 1951), поэтому воздействие временного фактора, по-видимому, справедливо и в данном случае. Можно предположить, что либо воздействие освещенности как стресс-фактора оказалось не настолько значительным, чтобы стимулировать действие дремлющих генов, либо эволюция осликов как пресноводной формы зашла настолько далеко, что выработавшиеся в результате физиологические, точнее — осморегуляторные механизмы способны без привлечения фоновых генов воспрепятствовать неблагоприятному воздействию. Первое менее вероятно, поскольку наблюдались достоверные изменения pH-преферендума, определенным подтверждением второму могут служить результаты экспериментов, в которых исследовались особенности изменения солености внутренней среды *A. aquaticus* в дистиллированной воде: вслед за резким снижением концентрации до 65 % от нормы, следовало крайне замедленное уменьшение ее вплоть до гибели рачков. Так, в первые часы экспозиции соленость внутренней среды падает от 8,5 до 6 ‰, а затем в течение двух недель — до 5 ‰ (Lockwood, 1959, цит. по: Хлебович, 1974). Естественно, подобные механизмы могли выработаться и для регулирования уровня pH, однако они эффективны для поддержания внутренней среды, но не могут противостоять химическому разрушению покровов, что и объясняет изменение pH-преферентного поведения.

Бирштейн Я. А. Пресноводные ослики (Asellota).— М.; Л., 1951.—143 с.

Гордеев О. Н. Высшие ракообразные озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные.— М.; Л., 1965.— С. 153—171.

Кауфман Б. З. Влияние каротиноидов на фотореакцию. Daphnia pulex De Geer и Asellus aquaticus L. // Докл. АН СССР.—**253**, вып. 5.— С. 1276—1277.

Кауфман Б. З. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов некоторых беспозвоночных животных : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1983.—19 с.

Кауфман Б. З. Возможное эволюционное значение реакции термопреферендума пойкилотермных животных // Журн. общ. биол.— **46**, № 4.— С. 509—515.

Кауфман Б. З. Преферентное поведение некоторых гидробионтов при изменении среды обитания // Гидробиол. журн.—1987.—**23**, вып. 6.— С. 66—70.
Кауфман Б. З. Галопреферентное поведение брюхоногих моллюсков и некоторых особенности их эволюции // Притоки Онежского озера: Оперативно-информ. материалы.— Петрозаводск, 1988.— С. 29—32.
Мур Д. Паразиты, которые изменяют поведение своего хозяина // В мире науки.— 1984.—7.— С. 48—55.
Тогобецкая Л. Т. Избирательность Tubifex tubifex по отношению к концентрации растворов соли // Гидробионты в загрязненной среде.— Фрунзе, 1982.— С. 41—46.
Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов.— Л., 1974.— 236 с.
Шубравый О. И. Аквариум с искусственной морской водой для содержания и разведения примитивного многоклеточного организма Trichoplax и других мелких беспозвоночных // Зоол. журн.— 1983.— **62**, № 4.— С. 618—621.
Kinzelbach R. K. Temperatur-Präferenz und -Toleranz von invertebrates des Rheines // Verh. D. zool. Ges.—1978.—**71**.— S. 221.
Lagerspetz K., Mattila M. Salinity reactions of some fresh- and brackish-water crustaceans // Biol. Bull.—1961.—**120**, N 1.— P. 44—53.
Needham A. E. Sensitivity of regenerating limbs of an aquatic Crustacea to variations in the concentration of hydrogen and phosphate ions in the external medium // J. exper. Zool.— 1947.— **106**, N 2.— P. 181—195.
Wägele J.-W. Aspects of the evolution and biogeography of stigobiontic Isopoda (Crustacea, Peracarida) // Bijdr. Dierk.— **60**, N 3.— P. 145—150.

Институт биологии
Карельского научного центра РАН
(185000 Петрозаводск)

Получено 25.06.93

УДК 595.42

А. Г. Кульчицкий

ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ И ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ КЛЕЩА TYDEUS KOCHI (ACARIFORMES, TYDEIDAE)

Динаміка структури та щільності природньої популяції кліща Tydeus kochi (Acariformes, Tydeidae). Кульчицький О. Г.— Результати вивчення змін вікової структури та щільності природньої популяції на модельній ділянці насаджень ожини в околицях Києва. Аналіз змін у зв'язку із взаємовідносинами *T. kochi* з іншими кліщами, які мешкають на рослинах.

Ключові слова: Acariformes, Tydeidae, *Tydeus kochi,* структура популяцій, міжвидові відносини, Україна.

Structure and Density Dynamics of a Natural Population of the Mite Tydeus kochi (Acariformes, Tydeidae). Kulczycki A. H.— Results of the population age structure and density changes on a model plot of dove blackberry plantation in the neighbourhood of Kiev. Change analysis in connection with *T. kochi* and other plant dwelling mites relations.

Key words: Acariformes, Tydeidae, *Tydeus kochi.* population structure, interspecific relations, Ukraine.

Одной из важнейших групп членистоногих, находящихся в мутуалистических взаимоотношениях с покрытосеменными растениями, являются занимающие разнообразные трофические ниши клещи-тидеиды (Tydeidae Kramer, 1877). Заселяя вместе с хищными (фитосейиды, стигмеиды) и грибоядными (акариды, орибатиды) клещами, и используя для укрытия, размножения и развития доматиумы — специальные камеры, имеющиеся возле разветвлений жилок на нижней стороне листьев у многих видов магнолиофитов, они питаются врагами растения-хозяина (мелкими фитофагами, эпифит-